Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere.

II. Abtheilung.
(Crustaceen.)

Von **M. J. Dietl.**

(Aus der k. k. zoologischen Station zu Triest und dem physiologischen Institute zu Innsbruck.)

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. April 1878.)

Schon früher konnte ich die Erfahrung machen, dass auch sehr verwandte Gattungen in der Organisation des Gehirns ebenso charakteristische Verhältnisse darzubieten vermögen, wie in ihrem äusseren Bau, der ihnen im Allgemeinen eine bestimmte Stelle im Systeme sichert.

So verhält es sich z. B. mit dem Gehirne verschiedener Schrecken. Wenn auch im Princip bei allen die gleiche Anordnung der einzelnen Hirnpartien getroffen wird, so bedingt doch Form und histologischer Habitus derselben wesentliche Differenzen.

Während bei den Grabschrecken jenes räthselhafte, centrale Markgebilde, das wir mit Leydig für ein Commissurensystem angesprochen haben,[1] auf die regelmässigste Weise in acht radienförmig angeordnete Blätter gespalten ist, sehen wir bei den Acridiern einen centralen Markballen radienförmig, aber unregelmässig zerklüftet. Um so formvoller gestalten sich aber bei der letztgenannten Gattung die Antennenballen, welche als kleine halbkugelförmige Sinnesanschwellungen an der Abgangsstelle der zum Unterschlundganglion ziehenden Hirnschenkel gelegen, seitwärts die Nerven zu den Fühlern schicken, während das feine

[1] M. J. Dietl, Zeitschr. f. wissensch. Zool., 27. Band, pag. 498.

Netzwerk ihrer Marksubstanz in sehr regelmässiger Weise in radienförmiger Anordnung sich in dichtere und lockere Partien differenzirt.

Ähnliche Ergebnisse liess die Untersuchung verschiedener

Crustaceen

erwarten, für welche ich ebenfalls durch meine frühere Arbeit, nämlich durch die Untersuchung des Flusskrebses, einen Boden gewonnen hatte. Ich benütze dieselben auch jetzt als Anknüpfungspunkt für die vorliegende Mittheilung.

Aber noch ein anderes Moment führt mich nun neuerdings auf die Besprechung des Krebsgehirns zurück.

Es traf mich nämlich von höchst achtbarer Seite der Vorwurf, eine Arbeit Owsjannikow's über diesen Gegenstand übersehen zu haben.[1]

---

[1] Im XXI. Bande der wissenschaftlichen Volksbibliothek: Die Naturkräfte (München 1877) erwähnt Prof. Graber zum Schlusse des Capitels über den Nervenapparat der Insecten in einer Note meine Arbeit, wobei er zugleich die Priorität der Methode, die Gehirne der Arthropoden an systematischen Schnitten zu studiren für sich und Owsjannikow in Anspruch nimmt, ferner die mir unbekannt gebliebene Schrift des Letzteren citirt (ann. d. sc. nat. IV, 15) und erklärt, dass derselbe über das, worauf es hier zumeist ankommt, nämlich über den histologischen Verband der einzelnen Gehirntheile und deren Elementarorgane sogar weit bessere Auskunft gibt.

Die mir unbekannt gebliebene Arbeit, welche Herr Graber hier anziehen durfte, und die nur Owsjannikow's „Untersuchungen über das Gehirn des Hummers" sein kann, ist aber an der von ihm citirten Stelle gar nicht zu finden.

In den Ann. d. sc. nat. IV, 15, ist eine Abhandlung von Owsjannikow enthalten: Recherches sur la structure intime du systeme nerveux des Crustacés et principalement du Homard, in welcher Abhandlung mit Bezug auf das Gehirn ausser einigen spärlichen histologischen Angaben nur das Versprechen gegeben wird, darüber nächstens eine gerundete Darstellung zu bringen.

Dieses Versprechen hat Owsjannikow gehalten, durch eine Publication in den Mémoires de l'académie imp. des sciences de St. Pétersbourg VII, Série Tome VI, 10: Über die feinere Structur des Kopfganglions bei den Krebsen, besonders beim *Palinurus Locusta*. Ich komme auf dieselbe im Texte zu sprechen.

Was die Prioritätsansprüche anbelangt, so will ich gerne auf sie verzichten, ich wüsste auch nicht, dass ich sie irgendwie prononcirt hätte,

Dieser Vorwurf bezieht sich zwar seiner Fassung gemäss auf meine ganze Untersuchungsreihe, in der That kann er jedoch einzig und allein für meine Angaben über das Gehirn der Krebse Geltung haben, weil Owsjannikow nur über diese Form berichtet.

Dieser Vorwurf wiegt um so schwerer, weil er die Behauptung in sich schliesst, dass Owsjannikow über das, worauf es zumeist ankommt, — nämlich über den histologischen Verband der Gehirntheile und deren Elemente — bereits „bessere" Auskunft gibt.

Nachdem ich diese Abhandlung kenne, kann ich wohl sagen, dass ich seinerzeit auch sehr kurz hätte darüber hinweggehen müssen. Meine eigene Darstellung wäre aber im Wesentlichen durchaus die gleiche geblieben.

---

man wird im Gegentheile besonders zum Schluss meiner Arbeit Bemerkungen finden, aus welchen hervorgeht, wie ich über Dergleichen denke, man wird aber aus den Angaben im Beginne derselben (l. c., pag. 489) auch ersehen, dass ich den Tenor nicht in die Schnittmethode als solche verlegte, sondern in den Umstand, dass man auch jene kleinen Objecte, bei welchen man sie umgehen zu können glaubte, in ihren Bereich zieht.

Wenn ich also wirklich die Priorität in diesem Sinne Jemandem zuschreiben wollte, so wäre es Herrmann in seiner Arbeit über das Nervensystem des Blutegels; von anderen Autoren kenne ich keine Resultate, durch welche sie zu diesen Ansprüchen berechtiget wären.

Das sind jedoch nebensächliche Dinge.

Viel mehr Gewicht lege ich auf das Meritorische jener Notiz, und da muss ich denn vor Allem auf genauer präcisirte Begriffe dringen.

Was bedeutet der Ausdruck: bessere Auskunft? Das kann einmal so viel heissen: „positivere" Angaben, etwa im Sinne eines Referenten, oder es bedeutet „richtigere" Angaben im Sinne des kritischen Forschers, jedenfalls der massgebenderen Persönlichkeit.

Was die erste Auslegung betrifft, so habe ich seinerzeit des Besonderen erwähnt, wie über manche Punkte bereits positivere, d. i. detaillirtere Mittheilungen vorliegen, habe jedoch nicht verhehlt, dass ich mit der Anwendung meiner Untersuchungsmethode zur Überzeugung gelangt bin, wir seien in Wahrheit mit der Organisation des Centralnervensystems der Evertebraten noch durchaus nicht so vertraut, wie manche Autoren angeben.

Was aber die zweite Deutung anbelangt, dass nämlich Owsjannikow bereits richtigere Angaben beigebracht hat, so muss ich dies durchaus bestreiten, und verweise des Weiteren auf den Text.

Ich hätte vielleicht nur die Bemerkung eingeschaltet, dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn Walter[1] mit unvollkommenen Untersuchungsmethoden nicht zu vollkommenen Resultaten gelangte, wie es aber schwer verständlich ist, wenn Owsjannikow mit vollkommeneren Methoden die klarsten Dinge zu verkennen vermochte.

Jetzt aber, wo ich zur Überzeugung gekommen bin, dass die Naturforscher durch die Angaben Owsjannikow's irre geführt wurden, und die Befürchtung besteht, dass diese Angaben vielleicht uncorrigirt in Sammelwerke übergehen, muss ich sie wenigstens in ihren Grundzügen des Einzelnen vornehmen.

Ich hatte es in meiner ersten Abhandlung unterlassen, im Besonderen auf die histologischen Details der Elementartheile im Gehirne der Crustaceen einzugehen, und nur dort darauf Rücksicht genommen, wo eine eigenthümliche, vordem nicht beobachtete Anordnung eine genauere Besprechung erheischte.

Ich will daher an dieser Stelle Manches nachtragen, um so mehr als ich jetzt bei der Vergleichung verschiedener Gattungen eine grössere Übersicht gewonnen habe.

Owsjannikow schreibt allen Ganglienzellen eine eigene Membran und ausserdem ein Maschenwerk von Bindegewebsfasern zu. Die Nervenzellen sind aber gewiss reine Protoplasten, ohne Membran; was das bindegewebige Maschenwerk anbelangt, so möchte ich die Beschreibung desselben anders formuliren. Es ziehen nämlich von der Hirnhaut durch das ganze Gehirn Balken und Scheidewände, also Fasern und blätterige Septa als Gerüste für einzelne Abtheilungen, eventuell für einzelne Elemente; die faserigen Balken, von denen man allerdings sagen kann, dass sie aus Bindegewebsfasern bestehen, treffen wir besonders als Stütze der Marksubstanz, welche selbst aus Nervenfasern und analogen Elementen besteht; speciell aber die Gehäuse, in welcher Gruppen von Nervenzellen, oder auch einzelne Nervenzellen liegen, sind auf ähnliche Weise construirt, wie etwa die Bindesubstanz in acinösen Drüsen, nur viel vollständiger, es sind eben Fächer oder Zellen im gewöhnlichen (nicht histologischen) Sinne.

---

[1] G. Walter, Mikrosk. Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.

Solche Gehäuse umschliessen, wie bemerkt, entweder eine einzige grössere Ganglienzelle, und in diesem Falle kann die Kapsel Kerne tragen, oder sie umgeben eine Gruppe kleinerer Zellen. Es gibt jedoch auch Stellen, wo wir nur kleine, zellige Elemente vorfinden, von denen doch ein jedes einzelne in einer sehr zarten Kapsel liegt, deren Durchschnitte dann ein zierliches Netzwerk polygonaler Felder bedingen, und deren Zusammenhang mit der bindegewebigen Hülle des Gehirns leicht nachzuweisen ist.

Owsjannikow gibt weiter an, dass die Nervenzellen im frischen Zustande wohl rund und apolar erscheinen, aber nach der Einwirkung von Reagentien so wie auf Durchschnitten sich als multipolar erweisen. Er führt auch eine eigene Isolationsmethode an, durch welche er dieser Anschauung Nachdruck zu geben strebt.

Ich habe unter dem Einflusse der Überosmiumsäure, deren Werth in diesem Sinne wohl allerorts anerkannt ist, die Zellen niemals multipolar gefunden, und besonders dort, wo Owsjannikow sie sehr prägnant als solche beschreibt, nämlich an der Scheitelfläche des Hirns zwischen den Sehnerven sah ich stets unipolare, runde oder ovale Zellen. Ich glaube daher vollen Grund zu haben für die Annahme, dass die multipolaren Zellen Owsjannikow's doch durch die schrumpfende Wirkung seiner Conservirungsflüssigkeit entstanden seien.

Die Zellen zeigen hier verschiedene Grösse; bei *Maja* fand ich sie 0·1 Mm. und darüber im Durchmesser, von da ab finden sich alle Abstufungen bis zu kleinsten Exemplaren. Bei den grossen Zellen beobachtet man in deren Protoplasma oft eine deutliche concentrische Streifung, welche neuerdings gegen die Auffassung von Owsjannikow spricht. Bei *Maja* fand ich diese concentrische Anordnung in Form eines zarten, lichten Maschenwerkes, wie mir scheint als Ausdruck einer Zerklüftung des Protoplasmas.

Eine besondere Besprechung erfordern eigenthümliche Gebilde, die wir in der Umgebung jener Sinnesanschwellung vorfinden, welche ich mit dem Gesichtssinne in engere Beziehung gebracht habe. Bei *Astacus* beschrieb ich dort glänzende, stark lichtbrechende Kerne, an denen sich ein Protoplasmasaum nicht mit Sicherheit nachweisen lässt; dies gelingt aber gleichen Orts

ohne Schwierigkeiten bei den von mir untersuchten Brachyuren, besonders bei *Maja.* Der Protoplasmasaum ist allerdings sehr schmal, der Kern verhältnissmässig sehr gross, jedes Element liegt in einem zarten Bindesubstanzgehäuse und schickt seine Ausläufer in den Sehknoten; die einzelnen Ausläufer bilden aber keine vereinten Bündel, sondern verlaufen isolirt, um im Binnenraum des Sehknotens nach allen Richtungen auseinanderzufahren. Der Kern ist entweder reich erfüllt mit glänzenden Körnchen *(Maja)* oder man sieht nur ein oder zwei grössere Körnchen als Kernkörperchen, zumeist wandständig an der Kernmembrane *(Eryphia).*

Als faserige Elemente treffen wir im Gehirne der Crustaceen verschiedene Formen, wir finden breite bandartige Fasern, mit kerntragender bindegewebiger Scheide, wir finden ferner feine Fibrillen, welche das verworrene Netzwerk der Marksubstanz [1] bilden, aber finden auch feinste Fibrillen zu selbstständigen Faserbündeln geordnet; es ist dies vornehmlich jenes Bündel, welches im Sehknoten entspringend, im Gehirne sowie im Complex der Augennerven einen ganz selbstständigen Verlauf einschlägt, ohne sich mit anderen Fasern zu mischen; dieses Bündel führt nirgends Kerne.

Was den Zusammenhang der einzelnen Elemente des Nervengewebes anbelangt, so erachte ich es im Principe verfehlt, die directe Zusammengehörigkeit der Nervenzellen mit den Fasern der peripherischen Nerven demonstriren zu wollen, weil ich weiss, dass in der Regel jenes dichte, unentwirrbare Netzwerk, das von Leydig als Punktsubstanz bezeichnet, das Substrat der Marksubstanz bildet, dazwischen liegt. Das ist es ja, was diese Untersuchungen heute noch so schwierig macht, schwieriger vielleicht, als jene des Nervensystems der Wirbelthiere; darum gelingt es eben so schwer, die unzweifelhafte Zusammengehörigkeit bestimmter Gangliengruppen mit bestimmten Nervenbündeln nachzuweisen; die molekularen Schichten der Retina haben ja den Histologen von jeher viel zu schaffen gemacht.

---

[1] Mit diesem Ausdrucke bezeichne ich die centralen, faserführenden Partien des Hirns und seiner Abtheilungen; mit dem Nervenmark (Myelin) der Wirbelthiere hat diese Benennung nichts zu thun.

Wenn ich nun an die Beschreibung der Organisation des Crustaceengehirns herantrete, so möchte ich vordem noch erinnern, dass ich früher die bereits vorliegenden positiven Angaben über diesen Gegenstand nicht als den thatsächlichen Verhältnissen entsprechend anzuerkennen vermochte.

Ich selbst habe wohl die Zusammengehörigkeit einiger wichtiger Theile beschrieben, aber über den Faserverlauf in der eigentlichen Hauptmasse des Hirns und über die Beziehungen der einzelnen distinguirten Bündel zu bestimmten Gruppen von Ganglienzellen habe ich keinen Aufschluss geben können, und gestehe, dass ich auch heute nicht besonders weiter gekommen bin.

Owsjannikow hat darüber allerdings ziemlich positive Angaben vorgelegt, aber ich bezweifle sehr, ob man dieselben ohne eingehende Nachprüfung acceptiren darf. Bei vielen dieser Angaben ist es gewiss unstatthaft, wie aus Folgendem hervorgehen wird.

Zur Beleuchtung des Gegenstandes will ich in kurzen Zügen die anatomischen Verhältnisse recapituliren, wie wir sie am Gehirne des Flusskrebses vorfinden.

Man kann dem Gehirne der Krebse schematisch eine hexagonale Gestalt zuschreiben, an der dann die entspringenden Nerven sich folgendermassen gruppiren:

An den vorderen Ecken des Polygons entspringt ein kräftiger Bündelcomplex, welcher in die Augenstiele zieht; ein zartes Bündel bewahrt seinen selbstständigen Verlauf (Oculomotorius).[1]

Von den seitlichen Ecken kommen jene Nerven, die, von Milne Edwards als *N. tegumentaires* bezeichnet, zur Matrix des Cephalothoraxpanzers ziehen; dieses Bündel hatte ich in meiner früheren Abhandlung für den wahrscheinlichen Acusticus genommen, was ich hiemit berichtige.

Von den hinteren Ecken treten abermals zwei sehr kräftige Äste ab, welche ziemlich nahe neben einander entspringen, unter sehr spitzem Winkel nach hinten ziehen, den Schlund umfassen,

---

[1] Bei den Brachyuren, wenigstens bei Eryphia ziehen 3 vollständig isolirte Bündel in die Augenstiele; ihre specielle Verwendung bliebe noch zu erforschen.

und die Verbindung mit dem ersten Thoracalknoten besorgen: die Commissurenstränge. Seitwärts von ihrem Ursprunge und unmittelbar daneben tritt ein schwaches Ästchen aus dem Gehirne, das die Kaumuskeln versorgt.

Ebenfalls seitlich von den Commissurensträngen entspringt an der unteren Hirnfläche je aus einem oblongen Ballen der Nerv für die äusseren Antennen (Olfactorius), ausserdem tritt vollends auf der Unterfläche des Gehirns und zwar beinahe in der Mitte desselben jederseits der Nerv für die kleineren inneren Antennen hervor (Acusticus).

Die Masse des Gehirns kann man abtheilen in eine Primäranschwellung, welche dem vorderen Theile des Hexagons entspricht, und in die Sinnesanschwellungen, welche an dem hinteren Theile angebracht sind.[1]

Es liegen hier nämlich seitlich zwei sphärische Ballen, bestehend aus einer fein gestrickten Marksubstanz, deren Netzwerk an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dichtigkeit besitzt und dadurch eine bestimmte Zeichnung bekommt, indem sich einzelne dunklere Stellen differenziren. Diesem Marklager liegt ein Zellenlager theilweise an, es besteht aus glänzenden stark lichtbrechenden Kernen, welche kaum einen Protoplasmasaum erkennen lassen. Von diesen Kernen ziehen feinste Fasern in den Binnenraum der Sinnesanschwellung, in das Mark und aus diesem wiederum entwickelt sich ein distinguirtes Bündel feinster Fibrillen, welches medianwärts ins Hirn zieht, dort in der Mitte ein wahres Chiasma bildet, dessen centrale Schenkel also im Marklager entspringen, dessen periphere Schenkel aber durch die Primäranschwellung in den Nervenstamm ziehen, der zu den Augenstielen geht und in diesem Stamme an dem medialen Rande selbstständig und scharf von den anderen bandartigen Fasern geschieden, als eigenes Bündel zu liegen kommt. Die genannten bandartigen Fasern, welche den übrigen zu den Augenstielen ziehenden Nervencomplex bilden, kommen aus einem Marklager, das am Ursprunge dieser Nerven in der Primäranschwellung liegt und seine Fasern aus Ganglienzellen bezieht, welche die vorderste Fläche des Hirns einnehmen; hier sieht man auch ver-

[1] Siehe Fig. 24—25 meiner früheren Abhandlung.

schiedene quere Fasercommissuren. Von den erwähnten Ganglienzellen senden aber auch viele ihre Fortsätze weit hinab an die ventrale Seite des Gehirns.

Hinter dem Markballen, welcher dem Opticus seinen Ursprung gibt, liegt ein ähnlicher, mehr ventral, oblong und sendet nach aussen und vorn die Nerven der grossen Antennen ab, dieselben erfahren dem entsprechend sofort nach ihrem Ursprunge eine Biegung nach vorn, indem sie über kräftige Chitinleisten wegziehend, ihrem Ziele zustreben.

Sonst habe ich mich bei meiner früheren Beschreibung darauf beschränkt, die wichtigsten Ganglienzellengruppen und ihre Lage anzugeben, während ich über den weiteren Faserverlauf keine weiteren Angaben zu machen wusste.

Vergleichen wir nun mit dieser Darstellung die Angaben Owsjannikow's, so ist anzuführen: Owsjannikow hat nicht erkannt, dass in dem zum Augenstiele ziehenden Nervenfasern-complexe zweierlei Fasern von durchaus distinguirtem Charakter vorkommen; ich habe dies[1] bei allen untersuchten Gattungen constatiren können, bei *Squilla* ist es sogar nicht schwer, schon makroskopisch die Differenz zu erkennen, da sich die beiden Bündel auch am lebensfrischen Präparate durch ihr optisches Verhalten trennen lassen.

Jenes Faserbündel, welches breite, bandartige Fasern führt, und die Hauptmasse des Nervenstamms ausmacht, scheint allerdings in letzter Instanz aus den am vorderen Rand des Gehirns gelegenen Ganglienzellen zu kommen, mit voller Gewissheit lässt sich dies aber keineswegs behaupten; sicher dagegen ist, dass das andere Bündel, welches lediglich feinste Fibrillen führt, mit dem correspondirenden der anderen Seite gegen das Centrum des Hirns convergirt, hier mit ihm ein Chiasma bildet, von dem die centralen Schenkel in jene eigenthümlichen Markballen führen, welche vor Kurzem erwähnt wurden, und bezüglich deren feineren Bau ich auf meine frühere Abhandlung verweise, p. 511. Hier will ich nur beifügen, dass die angeführte Zeichnung, welche eben durch verschiedene Dichtigkeit jenes feinen Fasernetzes, das die

[1] Auch Walter hat schon diese beiden Bündel auseinandergehalten und als *Opticus* und *Oculomotorius* gedeutet.

Grundlage der Markballen bildet, entsteht, bei den einzelnen Gattungen wechselt; bei *Astacus* und *Palinurus* findet man im hinteren Theile der Markmasse in ihrer ganzen Tiefe dunklere, runde Ballen, die vordere Partie zeigt dunklere keilförmige Stellen in radiärer Anordnung.[1] Bei den Brachyuren verhält sich die ganze Markmasse so, von der Oberfläche ziehen keilförmige, dichtere Partien gegen das Centrum, bei *Squilla* verhält sich die Sache ähnlich, aber die Marksubstanz ist an ihrer Oberfläche nicht glatt, wie bei den anderen Ordnungen, sondern die Keile ragen vor, und verleihen ihr auf Durchschnitten ein gekerbtes Ansehen (Fig. 4—6 *lo*).

Es ist unzweifelhaft, dass die centralen Schenkel des Chiasmas wirklich aus diesen Markballen entspringen; derselbe ist kugelig und theilt sich in zwei Hemisphären, zwischen welche sich theilweise ein Lager von kleinen Ganglienzellen oder gangliösen Kernen einschiebt, das nur eine bestimmte Region des Markballens und zwar dessen äquatoriale Zone bedeckt, seine Ausläufer aber in das Centrum desselben und wie ich vermuthe, in dessen Substrat selbst schickt, so zwar, dass diese Ausläufer das Material für das Gewebe des Markballens bilden; medialwärts entwickelt sich dann einerseits aus dem Fasergewirre des Ballens der centrale Schenkel des Chiasmas, anderseits schickt ein kleines, nach innen dem Markballen anliegendes Ganglienzellenlager (*c* auf Owsjannikow's Abbildung) seine Fasern ebenfalls sämmtlich in sein Bereich.

Der Zusammenhang des Markballens mit der Hauptmasse des Gehirns beschränkt sich nur auf diese aus- und eintretenden Fasern und auf einige Verbindungen aus Bindesubstanz, seine freie Fläche wird allenthalben von der Hirnhaut umkleidet.

Owsjannikow hat nun die Markballen, resp. deren Durchschnitte für den Querschnitt der äusseren Antennennerven erklärt, die centralen Schenkel des Chiasmas, welches er nicht erkannt hat, für eine quere Commissur.

Wie irrig und durchaus verkehrt diese Darstellung ist, bedarf nun weiter keiner Auseinandersetzung.

---

[1] M. Dietl, l. c., Fig. 25 auf Tab. XXXVIII.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die genannten Markballen eine Sinnesanschwellung und zwar das Centrum für den Gesichtssinn darstellen; die daraus entspringenden Bündel feinster Fasern bilden als *Tractus nn. optic.* die hinteren Schenkel des Chiasmas, dessen vordere Schenkel zu den Augen ziehen, und als die eigentlichen *Nervi optici* anzusprechen sind.

Ich habe dies schon früher als Vermuthung ausgesprochen, obzwar ich über die Verwendung, welche die verschiedenen Nervenfasern im Bereiche des Augenstiels erfahren, nicht belehrt gewesen bin, heute jedoch weiss ich, dass die breiten Fasern die Innervation der in der Umgebung des eigentlichen Augenganglions situirten Organe besorgen; zur Bildung der Retina aber wird lediglich jenes Bündel feinster Fibrillen, der eigentliche Opticus, wie er aus den Markballen, also aus den *Lobis opticis* kommt, verwendet.

Ich habe mich davon sowohl an makroskopischen Präparaten, besonders aber an Längsdurchschnitten des Augenganglions vollends überzeugt.

Der ganze Nervenfasercomplex wird sich also zerlegen lassen in einen Opticus, Ophthalmicus und Oculomotorius.

Ich begnüge mich mit dieser Angabe, auf die es für meine Zwecke vorläufig allein ankommt, und unterlasse es, mich des Weiteren über die Schicksale des Opticus in der Retina auszusprechen, weil ich weiss, dass andere Forscher sich eingehend mit diesem Capitel befassen, und darüber genauere Berichte zu bringen im Stande sein werden.

Zur Annahme einer speciellen Nervenfasercommissur zwischen den beiden Sehlappen dürfte bei Walter wie bei Owsjannikow jene kräftige Brücke von Bindesubstanz Veranlassung gegeben haben, welche an dieser Stelle den weichen Nervenelementen zur Stütze geboten ist.

Hinter dem Sehlappen liegt ventral ein oblonger Markballen, aus dem der äussere Antennennerv kommt, und den ich darum als *Lobus* oder *Bulbus olfactorius* bezeichnete. Auch von ihm hat Owsjannikow keine Kenntniss erhalten, obzwar er, wie aus meiner Abbildung hervorgeht, nicht leicht übersehen werden kann. (Fig. 1*aa* und Fig. 25*Bo* der früheren Abhandlung.)

Auch der *Bulbus olfactorius* zeigt bei den verschiedenen Gattungen verschiedene Anordnung und histologischen Habitus, seine Entwicklung steht mit jener der grossen Fühler in geradem Verhältniss, darum sehen wir ihn auch bei den Brachyuren mehr in den Hintergrund treten.

Was weiter Owsjannikow nach innen von seinem vermeintlichen Durchschnitte der äusseren Antennennerven, recte vom Sehlappen als Durchschnitt der inneren Antennennerven deutet und zeichnet (4 seiner Abbildung), ist ein eigenes Marklager, Fig. 1 *ia*, welches ich früher des Besonderen nicht gewürdigt habe; ich finde, dass aus ihm die inneren Antennennerven entspringen, diese aber ziehen aus der ventralen Fläche des Gehirns alsbald nach vorne. Jene Nervenstränge, welche Owsjannikow als innere Antennennerven anspricht (IV seiner Abbildung), können aber unmöglich etwas anderes sein als die Commissurenstränge, welche die Verbindung des Gehirns mit dem Thoracalknoten besorgen, der Zweig jedoch, der in der Abbildung Owsjannikow's am Ursprunge der Commissurenstränge lateralwärts abbiegt, entspricht jenem Nervenstämmchen, das zu den Kaumuskeln heruntersteigt.

Nach diesen Hinweisen, welche so wesentliche Verhältnisse betreffen, halte ich mich der Verpflichtung enthoben, die anderen Detaildarstellungen Owsjannikow's zu recensiren.

Von der Richtigkeit meiner Angaben kann sich jeder Anatom oder Histologe ebenso schnell als leicht überzeugen. Für das frisch herauspräparirte Gehirn genügt der zweistündige Aufenthalt in einprocentiger Osmiumsäure, um ganz vortreffliche Präparate zu erhalten; die Schnitte werden am besten parallel der dorsalen Fläche geführt.

Ich kann in Rücksicht darauf auch den Vorwurf, als hätte Owsjannikow über das „worauf es eigentlich ankommt" etc. bereits bessere Auskunft gegeben, als durchaus unbegründet zurückweisen, und zwar mit der Bemerkung, dass die Angaben Owsjannikow's gerade in dem „worauf es eigentlich ankommt" etc. in den wichtigsten Punkten irrig seien.

Ich habe bereits in den vorstehenden Zeilen, welche allerdings zum grössten Theile im Interesse der Darstellung des rich-

tigen Sachverhalts und zu meiner Rechtfertigung geschrieben sind, des Ofteren Gelegenheit genommen, neue histologische Angaben einzuflechten, welche sich speciell auf bestimmte Species bezogen.

Mit Bezug auf die Juxtaposition der einzelnen Gehirntheile aber haben die Beziehungen, welche zu den anders lautenden Angaben Owsjannikow's unterhalten werden mussten, einer einheitlichen Darstellung nicht unwesentlich Eintrag gethan.

Ich will daher nun unabhängig davon auf die Topographie des Gehirns nochmals zu sprechen kommen, um die neuen Gesichtspunkte zu berühren, welche ich durch ausgedehntere Studien gewonnen habe. Ich berücksichtige dabei vornehmlich den wichtigsten Theil des Krebshirns, die Gruppe der Sinnesanschwellungen, weil ich hier auf ein Verhalten aufmerksam geworden bin, das für die vergleichende Anatomie von Interesse ist, und sich besonders auf die Antennen bezieht.

Wie bemerkt, theilt sich das Gehirn der Krebse in zwei Partien, eine vordere, die Primäranschwellung *P* und eine hintere, welche die Sinnesanschwellungen umfasst *S*, siehe Fig. 2, 3.

Beide Theile sind auch auseinandergehalten durch dichte Züge von Bindesubstanz, welche sich streckenweise als trennende Platte dazwischenschiebt; an dem sagittalen Schnitte, Fig. 3, sieht man diese Scheidewand bei *a*, wie überhaupt diese Abbildung zusammengehalten mit Fig. 2 und Fig. 25 meiner früheren Abhandlung Zeugniss gibt von der Reichhaltigkeit kräftiger, stützender Balken, welche vom Neurilem entspringend, den Nervengebilden Halt bieten.

Die Primäranschwellung birgt ein vielfach verworrenes Fasernnetz als Grundlage, in der nur die äusseren Schenkel des Sehnervenchiasmas einen genau definirbaren Lauf erkennen lassen; ausserdem markirt sich nur noch unmittelbar über der Kreuzung ein besser abgegrenztes Marklager, dessen intimere Beziehungen mir aber dunkel geblieben sind, und dann jene Marklager, welche an der Ursprungsstelle der Augennerven lateralwärts von den Opticis liegen.

Eine viel prägnantere Gliederung zeigt die Sinnesabtheilung; wir finden hier Fig. 1, seitwärts die charakteristischen Marklager der Sehlappen *o*, *u* mit ihrem ebenso charakteristischen Ganglienbeleg *gk*, hinter denselben tritt das oblonge Marklager der

äusseren Antennen *aa* auf und medianwärts vom hinteren Ballen des Sehlappens jenes Marklager, aus dem der Nerv für die inneren Antennen kommt *ia*; etwas über demselben liegt noch ein kleines Marklager *m*, dessen Bedeutung ich nicht zu ermitteln vermochte.

Die örtlichen Beziehungen dieser Gebilde können in Fig. 1—3 überblickt werden.

Der transversale Durchschnitt, Fig. 1, ist parallel mit der unteren Hirnfläche geführt in der Richtung x—y der Fig. 2.

Fig. 2 und 3 entsprechen sagittalen Schnitten, letzterer ist etwas näher der Medianebene geführt.

Darum trifft man auch auf Fig. 2 noch die mediane Partie des kleinzelligen Ganglienlagers *gk* am Sehlappen unmittelbar über dem Ursprung des Nerves für die kleinen Antennen *ia* *(Acusticus)*, während dagegen in Fig. 3 das obgenannte kleine Marklager *m* zu sehen ist, und man vom Sehlappen nichts und vom Marklager der äusseren Antennen nur noch eine kleine Partie *aa* vorfindet.

Die Nerven der inneren Antennen im Gehirne weiter genau zu verfolgen, ist sehr schwierig, dass aber der medianwärts vom Sehlappen gelegene Markballen deren unmittelbaren Ursprungsheerd darstellt, wird aus dem Späteren hervorgehen.

Der Sehlappen zeigt bei den verschiedenen grösseren Krebsen, die ich untersuchte, überall gleich hohe Ausbildung, nicht so die anderen Sinnesanschwellungen; schon bei den Brachyuren, speciell bei *Eryphia*, wo die Antennen alle relativ kurz sind, finden wir an dem breiten Gehirne die ihnen entsprechenden Marklager wesentlich reducirt; die Augenanschwellungen beherrschen beinahe die ganze rückwärtige Abtheilung.

Am interessantesten aber stellt sich das Verhalten dieser Theile bei der *Squilla* heraus, der wir nun noch einige Aufmerksamkeit schenken wollen.

Der Längendurchmesser des Gehirns überwiegt hier im Allgemeinen ebenso wie bei den Brachyuren der Breitendurchmesser.

Die weitere Beschreibung wird sich am besten an der Hand einer Serie von Durchschnitten vornehmen lassen, von denen ich die instructivsten in ihren Umrissen nach der Natur mit der

Camera lucida gezeichnet habe. Durch verschiedene Farbentöne sind die histologisch gleichwerthigen und zusammenhängenden Partien leicht erkenntlich gemacht. Fig. 4—8.

Die Durchschnitte sind horizontale, weil dieselben die beste Übersicht erlauben.

Wir finden am ersten Schnitte, Fig. 4, vorne von der Primäranschwellung *P* ausgehend die Nervenstämme, die zu den Augenstielen ziehen *a*, hier ausschliesslich noch aus breiten Fasern bestehend; an ihrem Grunde liegen zwei Markballen *m*, aus denen die breiten Fasern sich entwickeln und zwischen welchen auch andere Bündel als Commissuren zu verkehren scheinen. Wie wenig sicher das sich aber entscheiden lässt, wird Jeder begreifen, der vorurtheilsfrei an die Betrachtung derartiger Objecte herantritt.

Dasselbe gilt für jene Faserzüge, die aus dem Ganglienlager, welches zwischen den Schenkeln der Augennerven an der vorderen Hirnfläche liegt (1), nach auswärts durch das Marklager im bogenförmigen Verlauf an die laterale Seite der Augennerven treten; es ist mir aber wahrscheinlich, dass diese Fasern sich erst im Marklager auflösen, neuerdings sammeln und dann erst in den Nervenstamm ziehen.

Zu den Augennerven ziehen auch einzelne Bündel tiefer aus der Primäranschwellung herauf, in dem Fasercomplexe der letzteren finden wir inmitten die Kuppe des Chiasma *nervorum opticorum ch*; zu beiden Seiten des Marklagers der Primäranschwellung liegt zwischen ihm und der Hirnhaut eine kleine Gruppe von Ganglienzellen, die ihre Ausläufer nach innen senden (2).

Nun folgt nach rückwärts jederseits der *Lobus opticus*; sein Marklager ist in zwei Ballen getheilt *lo*, zwischen welche sich von rückwärts her aus dem kleinzelligen Ganglienlager (*gk*) die feinen Faserbündel einschieben, die Markballen selbst lassen jene eigenthümliche keilförmige Zeichnung erkennen, die sich auch an ihrer Oberfläche als entsprechende Kerbung markirt.

Direct nach rückwärts ziehen die Commissurenstränge *c* zu den Thoracalknoten, die ausschliesslich breite Fasern führen; diese starken Nervenstämme holen ihre Fasern zum grössten Theile aus den vorderen Hirnpartien.

Zwischen dem Ursprunge der Commissurenstränge und den Sehlappen entwickelt sich aus einem scheinbar kleinen Marklager ein Nervenbündel *aa*, welches nichts anderes vorstellt, als die Nerven der äusseren Antennen, während die zugehörigen Markballen erst auf späteren Schnitten in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar werden; ausserdem finden wir hier verschiedene Ganglienzellengruppen; eine mediane von grösserer Ausdehnung zwischen den Commissurensträngen (3), welche tief in das Hirn hineinreicht, dann eine sehr kleine Gruppe (4) an den lateralen Seiten der Stränge und je eine grössere, medialwärts vom Ganglienlager des Sehlappens gelegen (5). Diese letztere sendet ihre Fasern in die Hirnsubstanz und scheint mit jener der anderen Seite durch eine quere Commissur zu verkehren; man darf jedoch hiebei nicht vergessen, dass hier auch kräftige Züge von Bindegewebe verlaufen, so dass die Commissur möglicherweise lediglich darauf zurückzuführen ist.

Am nächstfolgenden Durchschnitte, Fig. 5, finden wir im Augennerven die ganz auffallende Differenzirung in zwei verschiedene Bündel, das schwächere, dunklere, mediale ist der eigentliche Sehnerv (no_1,) und bildet hier die vorderen Schenkel des Chiasmas, die übrigen Verhältnisse sind ähnlich geblieben, wie früher.

Weiterhin (Fig. 6) liegt nur noch vorne die Primäranschwellung des Gehirns als solche vor, von den Augennerven sieht man nur die letzten Reste von Fasern (*a*), weiter nach rückwärts sehen wir den Ursprung der centralen Schenkel des Chiasmas (no_2) aus den Sehlappen; es ist klar, dass dieser Durchschnitt den vorhergehenden in prägnantester Weise ergänzt.

Medianwärts von den *Lobis opticis* sind nun deutlich zwei elliptische Markballen aufgetreten (*ia*), welche schon im vorigen Durchschnitte angedeutet waren, aus ihnen entspringt je ein Nervenstamm, der unmittelbar vor dem Sehlappen an der unteren Hirnfläche zu Tage tritt, als Nerve der inneren Antennen. Hier ziehen auch kräftige Bindegewebszüge vom Neurilem des Hirns herein, speciell um eine besondere Hülle für den Sehlappen zu bilden, daneben auch dem genannten Markballen als stützendes Gerüst zu dienen. Dieselben empfangen Fasern aus jenen Gangliengruppen, die medialwärts von den Sehlappen situirt

sind (5). In der Mitte des Gehirns werden sie getrennt durch die mediane Ganglienzellenschicht, welche sich hier zwischen die Ursprünge der Commissurenstränge einschiebt (3).

Hinter dem Marklager der inneren Antennen und den Sehlappen ist noch ein anderes Gebilde aufgetaucht (wir nähern uns schon der ventralen Hirnfläche), nämlich die Markballen (*aa*), aus welchen die Nerven der äusseren Antennennerven entspringen (***Bulbus olfactorius***); ihrer hinteren Fläche liegt eine ziemlich mächtige Gruppe von Nervenzellen an (4).

Weiterhin (Fig. 7) liegt von der Primäranschwellung nur noch ein kleiner Rest vor und vom Mark des Sehlappens jederseits ein Zapfen seiner mammelirten unteren Fläche (*lo*), dagegen präsentirt sich der Durchschnitt des Marklagers der inneren Antennen in seiner ganzen Ausdehnung und ist am letzten Durchschnitte noch ganz allein erhalten, wie er auch in der That auf der ventralen Hirnfläche deutlich vorspringt, und deren Relief wesentlich bestimmt.

Man wird aus den topischen Verhältnissen die Homologie dieser Partie bei der *Squilla* und bei *Astacus* nicht verkennen und zugleich ersehen, dass der centrale Antheil der inneren Antennennerven (*ia*) bei der Squilla gegenüber den anderen Crustaceen eine ganz ausnehmende Entwicklung aufweist; in der That entspricht dieses Verhalten den weiteren anatomischen Einzelnheiten, die inneren Fühler sind bei der *Squilla* zu mächtigen langen Geiseln geworden, die äusseren Fühler stehen dagegen wesentlich zurück; dies findet nun in der Organisation des Gehirns einen sprechenden Ausdruck.[1]

Höchst charakteristisch ist auch die Anordnung der Fasern im Markballen der unteren Antennen; in dem ovalen Gebilde findet man concentrische Lager verschiedener Dichte von radienförmig verlaufenden Bündeln gekreuzt, während die centrale

---

[1] Ich habe auf das Gehörorgan nicht speciell Rücksicht genommen, aber gefunden, dass die Nerven der kleinen Antennen sich tief in deren Lumen senken und sich daselbst auffasern, so dass eigentlich bei der Bezeichnung als Acusticus für den ganzen Stamm ebenso viel Vorsicht angezeigt erscheint, wie für den Complex der Augennerven bei der Bezeichnung als Opticus.

Partie, aus welcher der periphere Nervenstamm sich entwickelt, ein lockeres Gefüge aufweist.

Überblicke ich die Erfahrungen, welche ich gelegentlich der Studien über das centrale Nervensystem, speciell über das Gehirn der Evertebraten gewonnen habe, so drängt sich mir eine Conclusion auf, der zum Schlusse dieser Mittheilungen noch einige Zeilen gewidmet sein mögen.

Es ist schon längst die Anschauung und Versicherung ausgesprochen worden, dass die kleineren Ganglienzellen der sensitiven Sphäre angehören und vornehmlich in jenen Abtheilungen gefunden werden, die man als sensitive Centra anspricht.

Ich bin zwar nicht in der Lage, mich so allgemein zu fassen, kann aber folgende Thatsache zur Erwägung vorlegen:

Wir haben im Gehirne der Evertebraten Gebilde kennen gelernt, welche gewöhnlich unter dem Namen „gangliöse Kerne" passirt sind, entweder keinen, oder im besten Falle nur einen sehr schmalen Protoplasmasaum erkennen liessen und deren Vorkommen an bestimmte Regionen des Gehirns gebunden ist.

Es wäre uns aber schwer, dieselben auch mit bestimmten physiologischen Functionen in Zusammenhang zu bringen, wenn wir nicht in den Crustaceen eine Thierclasse gefunden hätten, wo diese gangliösen Kerne einzig und allein an einer Stelle, in einer Region vorkommen, für die wir mit aller Entschiedenheit ihre Beziehungen zum Gesichtssinn zu erkennen vermochten. Halten wir diesen Gedanken fest, und betrachten wir die Verhältnisse bei den Cephalopoden, so fallen uns die grosse Ausbreitung dieser gangliösen Kerne, die mächtigen Lager in verschiedenen Abtheilungen der Suprapharyngealportion auf; sollte ich da noch ausführlich auf die hohe Organisation hinweisen, wie sie bei diesen Thieren das Auge darbietet?

Aber wir sind ja auch in der Lage, das Gegenstück vorführen zu können.

Das Auge der *Tethys* lässt gewiss an Einfachheit nichts zu wünschen übrig. Sein schlichter Bau, seine winzige Grösse, seine Lage unter der Körperdecke, ja unter der Muskelschicht, weist diesem Organ in Bezug auf sein Vermögen eine sehr unter-

geordnete Stellung an. Bei *Tethys* vermissen wir auch gänzlich jene erwähnten ganglіösen Kerne.

In Anbetracht dieser Thatsachen wird es auch gestattet sein, die Vermuthung auszusprechen, dass diese gangliösen Kerne zum Gesichtssinne wirklich in anatomischer und physiologischer Beziehung stehen, und es wird unsere Aufgabe sein, die Berechtigung dieser Vermuthung noch weiter zu prüfen; vielleicht gewinnen wir an der Hand dieser Prüfungen auch Aufschluss über die Bedeutung der bislang noch räthselhaften Bildungen, welche als pilzhutförmige Körper am Gehirne mehrerer Arthropoden beschrieben wurden. In dieser Beziehung wäre auch eine genaue histologische Untersuchung der blinden Ameisengattung *(Typhlopone)*, bei welcher das Augenganglion fehlen soll, die pilzhutförmigen Körper aber vollends entwickelt seien, höchst wünschenswerth, doch zweifle ich nicht, dass auch weitere vergleichende histologische Studien unserer einheimischen Evertebraten in diese Frage Licht zu bringen vermögen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3 von *Astacus fluviatilis.*

Mit der *Camera lucida* nach der Natur gezeichnet. Vergrösserung circa 20.

Fig. 1. Horizontaler Schnitt an der unteren Hirnfläche in der Richtung *x—y* des sagittalen Schnittes Fig. 2.

Fig. 2. }
Fig. 3. } Sagittale Schnitte in der auf Fig. 1 bezeichneten Ebene.

P Bereich der Primäranschwellung.
S Bereich der Sinnesanschwellungen.
o oberer }
u unterer } Markballen des Sehlappens.
gk dessen gangliöses Kernelager.
ia innerer Antennennerv und zugehöriges Marklager.
aa Marklager und Bereich des äusseren Antennennerven.
m kleines Marklager auf der unteren Hirnfläche.



bez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.

K. k. Hof- u. Staatsdruckerei.

no Durchschnitte des *Nervus opticus*.

c Commissurenstränge zum Thoraxknoten.

a Bindegewebe, das die Primäranschwellung von den Sinnesanschwellungen trennt.

b stützende Balken aus Bindesubstanz.

1. Ganglienlager an der unteren Hirnfläche.
2. Dergleichen an der vorderen Fläche zwischen den Augennerven.

Fig. 4—8. Horizontalschnitte durch das Gehirn der *Squilla mantis*.

Vergrösserung 15.

P Primäranschwellung.

S Sinnesanschwellungen.

m Marklager am Ursprung des Augennerven.

lo *Lobus opticus*.

gk dessen gangliöse Kerne.

ch Chiasma *nn. optic.*

no_1 äussere Schenkel der Sehnervenkreuzung.

no_2 innere Schenkel.

a breite Fasern des Augennerven.

ia Markballen für die inneren Antennennerven.

aa desgleichen für die äusseren Antennennerven.

1—6. Verschiedene Ganglienzellengruppen.

[1] zwischen den Augenstielen.

[2] zu Seiten der Primäranschwellung.

[3] zwischen den Ursprungsstellen der Commissurenstränge.

[4] seitwärts davon.

[5] zwischen Sehlappen und der Anschwellung für die inneren Antennen.

[6] an der unteren Hirnfläche.